

УДК 576.895.133 : 591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ  
ПОЗДНЕЙ АКАНТЕЛЛЫ *ARHYTHMORHYNCHUS PETROCHENKOI*  
(ACANTHOCEPHALA: POLYMORPHIDAE)

В. П. Никишин

Описано ультратонкое строение стенки тела личинок скребня *A. petrochenkoi*.

В течение последних 30 лет электронно-микроскопический метод широко применяется при изучении покровных тканей плоских червей; гораздо меньше внимания уделялось эпидермису скребней и особенно их личинок. Имеются лишь две работы (Butterworth, 1969; Wright, Lumsden, 1970), в которых описаны гистогенез стенки тела цистаканта *Polymorphus minutus* и строение покровов акантора *Moniliformis dubius*. Сведения о морфологии и формировании капсулы, в которую заключены личинки скребней в промежуточном хозяине, также немногочисленны (Crompton, 1964; Mercer, Micholas, 1967; Rotheram, Crompton, 1972) и допускают неоднозначную интерпретацию. В литературе отсутствуют данные об электронно-микроскопическом строении и гистогенезе субповерхностной мускулатуры личинок скребней. В настоящем сообщении приводятся результаты изучения ультраструктуры покровных тканей поздней акантеллы *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Schmidt, 1969) — вида, являющегося обычным паразитом птиц Субарктики и развивающегося с участием *Asellus tschaunensis* Levanidov, 1980 (Атрашкевич, 1979).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинок *A. petrochenkoi* (определение Г. И. Атрашкевича) из спонтанно инвазированных изопод фиксировали в 2 %-ном растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4) в течение недели. Затем личинок промывали в 4.5 %-ном растворе сахарозы на таком же буфере, разрезали пополам, обрабатывали тетраоксидом осмия по Колфилду в течение 3 ч, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в эпон-аралдит. В процессе обезвоживания образцы контрастировали 1 %-ным уранилацетатом в 70 %-ном спирте в течение суток. Срезы контрастировали цитратом свинца и просматривали в электронном микроскопе Tesla BS-500.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные личинки заключены в трехслойную капсулу, их толщина от 0.6 до 1.1 мкм (рис. 1; 2, 1—2; 3, 3; рис. 1 — 4 см. вкл.). Ее внутренний слой, толщиной 0.10—0.15 мкм, образован мелкими плотными гранулами, сливающимися в сплошную массу в центральной части и более разреженными по периферии слоя. Центральный слой капсулы имеет толщину 0.5—1.0 мкм и состоит из умеренно плотных гранул, коротких фибрill и мелких вытянутых пузырьков с содержимым низкой электронной плотности. Наружный слой очень тонкий, образован нежным волокнистым и мелкогранулярным материалом. Он, по-видимому, легко повреждается при препарировании и невсегда выявляется.

В полости капсулы наблюдаются отдельные скопления рыхлого хлопьевидного и мембранных материала с включением светлых везикул.

У одной из исследованных личинок отмечены локальные утолщения капсулы до 2.5 мкм за счет центрального слоя (рис. 2, 1а), в котором имелось скопление ламеллярных телец, плотных гранул, везикул и фрагментов мембран.

К наружной поверхности капсулы иногда прилежат клетки гемолимфы хозяина (рис. 2, 2). Форма их неправильная с мелкими выростами и инвагинатами. Цитоплазма характеризуется скучным набором органелл (рибосом и немногочисленных митохондрий) и обилием липидных капель. Участки цитоплазмы, прилегающие к капсуле, лишены органоидов и включений.

Тело исследованных акантел покрыто гиподермой, с обеих сторон ограниченной цитоплазматическими мембранами. Под наружной мембраной располагается псевдокутикула. К внутренней стороне гиподермы прилежит слой соединительнотканых волокон, под которыми располагается субповерхностная мускулатура. Толщина псевдокутикулы вместе с наружной мембраной составляет 0.025—0.027 мкм. Она образована гомогенным электронноплотным материалом и пронизана многочисленными узкими порами, диаметром около 0.015 мкм. На 0.015—0.016 мкм глубже псевдокутикулы располагается плотная пластина около 0.01 мкм толщиной (рис. 2, 4). Толщина всего покровного комплекса составляет около 0.05 мкм. К наружной его поверхности прилежит гликокаликс в виде узкого, непостоянно выявляемого слоя рыхлого материала низкой электронной плотности.

Гиподерма средней части метасомы исследованных личинок подразделяется на три слоя (рис. 1). Для наружного характерны многочисленные ампуловидно расширенные канальцы, начинающиеся от пор на поверхности гиподермы и оканчивающиеся на глубине около 1 мкм (рис. 2, 3—2, 5). Каналы ограничены цитоплазматической мембраной, переходящей на поверхность гиподермы. Ширина погруженной части каналов достигает 0.16—0.17 мкм. Содержимое их представлено скоплениями рыхлого материала низкой плотности, располагающегося по периферии расширенной части каналов или полностью заполняющего их суженную часть. Реже в каналах наблюдаются мелкие плотные гранулы, окруженные мембраной. Каналы погружены в умеренно плотную цитоплазму, в которой выявляются мелкие плотные гранулы и фибриллы, ориентированные перпендикулярно или чаще параллельно поверхности тела. Участками длиной около 5 мкм наружный слой гиподермы заполнен мелкозернистой, более плотной, чем в других ее отделах, цитоплазмой, не содержащей включений (рис. 3, 1). Каналы в этих участках немногочисленны и не расширены. Отдельные порции такой цитоплазмы наблюдаются и в толще гиподермы. В складках тела наружный слой гиподермы отличается узкими нерасширенными извитыми канальцами (рис. 3, 4). Пространство складок заполнено плотным гомогенным материалом, в котором имеются светлые везикулы. Довольно часто наблюдается выделение содержимого каналов на поверхность псевдокутикулы. Поры в таких случаях имеют диаметр до 0.03 мкм, а выделяемая субстанция покрывает их в виде полусферической шапочки (рис. 2, 4—5).

Цитоплазма центрального слоя гиподермы отличается обилием органелл и включений (рис. 1). Особенно многочисленны митохондрии. Форма их овальная или вытянутая, длина в первом случае 0.3—0.7 мкм, во втором — до 0.8—1.1 мкм. Матрикс умеренной плотности, несколько плотнее окружающей цитоплазмы, количество кристаллов невелико. У некоторых, обычно крупных, митохондрий кристы часто расширены, а матрикс просветлен и включает мембранный материал в виде везикул и ламеллярных телец. Помимо митохондрий, выявляются скопления полисом и зоны Гольджи, образованные группами мелких умеренно плотных пузырьков с 1—2 цистернами. Из включений в этом слое гиподермы имеются ламеллярные тельца, тонкие фибриллы, ориентированные параллельно поверхности тела, различного размера везикулы с более или менее плотным содержимым, липидные капли и плотные гранулы, сходные с выявляемыми в зонах Гольджи и гиподермальных каналах.

Для внутреннего слоя гиподермы характерны гиподермальные ядра и своеобразный набор включений. Ядра имеют неправильную форму с длинными отростками и глубокими инвагинатами (рис. 3, 3). Строение ядерной оболочки типично,

но на наружной ядерной мембране не выявляются рибосомы. Кариоплазма светлая, содержит несколько ядрышек, из которых одно заметно крупнее остальных и достигает в диаметре 4 мкм. Обычно оно окружено субстанцией менее плотной, чем материал ядрышка, но более плотной, чем кариоплазма. В цитоплазме, окружающей ядра, выявляются митохондрии, многие из которых находятся на разных этапах деструкции, зоны Гольджи, ламеллярные тельца. Отдельные ядра частично или полностью окружены мелкозернистой цитоплазмой, не содержащей органелл и включений, за исключением редких митохондрий и ламеллярных телец. По-видимому, эти участки представляют собой формирующиеся лакуны.

Среди включений наиболее многочисленны крупные, окруженные мембраной полости, диаметром до 3 мкм (рис. 2, 6). Они заполнены хлопьевидным материалом, в котором выявляются фрагменты мембран и ламеллярные тельца. Некоторые из полостей выглядят «пустыми»: они лишены содержимого и не окружены мембраной. В участках внутреннего слоя гиподермы, не содержащих ядер, полости образуют обширные скопления (рис. 1), в ядроодержащих участках, а также в центральном слое гиподермы располагаются поодиночке (рис. 2, 1). Липидные капли менее многочисленны, хотя иногда и образуют небольшие скопления. Диаметр капель не превышает 2—3 мкм. Как правило, содержимое липидных капель имеет форму полумесяца, а остальная часть капли выглядит «пустой» или содержит незначительное количество хлопьевидного материала. В базальной части внутреннего слоя гиподермы выявляются мелкие светлые пузырьки и единичные радиальные и продольные волокна, имеющие трубчатое строение и образованные тонкими фибрillами. Вблизи волокон обнаруживаются скопления полисом и мелкие профили гранулярной эндоплазматической сети (ГЭС).

Внутренняя мембрана гиподермы имеет небольшие выросты и редкие глубокие инвагинаты, в которые проникают отростки мышечных клеток. К ней на всем ее протяжении прилежит узкий слой плотного материала, по-видимому, представляющего собой базальную пластинку. Глубже рыхло располагаются фибрillы соединительной ткани. В участках, где отростки мышечных клеток находятся вблизи гиподермы, фибрillы ориентированы перпендикулярно к последней и располагаются более плотно. В таких случаях хорошо видно, что каждая фибрilla своими концами связана с базальной пластинкой и мышечной тканью. В остальных случаях фибрillы переплетаются и ориентированы преимущественно в продольном направлении. Аналогичный, но еще более рыхлый фибрillлярный материал выявляется в межклеточных пространствах слоя субповерхностной мускулатуры (рис. 4, 3).

Субповерхностная мускулатура образована очень крупными, нередко многоядерными мышечными клетками и их отростками (рис. 4, 1). Иногда клетки образуют синцитиальный пласт с 3—5 и более ядрами, чаще они соединены друг с другом цитоплазматическими отростками. Ядра крупные, овальные, с очень плотной кариоплазмой и большим (от 4.5 до 7.5 мкм в длину) овальным ядрышком. Из-за обилия рибосом цитоплазма кажется очень плотной. Для нее характерны многочисленные короткие канальцы и различного размера цистерны ГЭС, заполненные мелкозернистым и нежнофибрillлярным умеренно плотным материалом. Имеются также овальные или округлые митохондрии с небольшим количеством коротких крист и светлым матриксом и немногочисленные зоны Гольджи, состоящие из скоплений светлых пузырьков. Миофибрillы группами располагаются в периферических участках тела клеток и отростках. Из включений имеются ламеллярные и липидные тельца. Отростки мышечных клеток находятся в интимном контакте с выростами внутренней мембраны гиподермы (рис. 4, 2) и иногда внедряются в ее инвагинаты (рис. 4, 3). В телах мышечных клеток наблюдаются окончания нервных волокон, имеющие вид терминальных расширений, погруженных в мышечную ткань (рис. 4, 5). По периферии окончаний располагаются типичные синаптические контакты.

В передней и задней частях метасомы исследованных акантел строение покровов отличается от вышеописанного. В гиподерме этих участков отсутствует внутренний ядроодержащий слой, не выявляются скопления полостей и формирующиеся лакуны и волокна (рис. 2, 1). Мышечные клетки не обнару-

жены, но имеются их длинные отростки, полностью или частично заполненные миофибриллами и, таким образом, представляющие собой оформленные мышечные волокна. Эти волокна имеют кольцевое направление и являются производными мышечных клеток, расположенных в средней части метасомы (рис. 5).

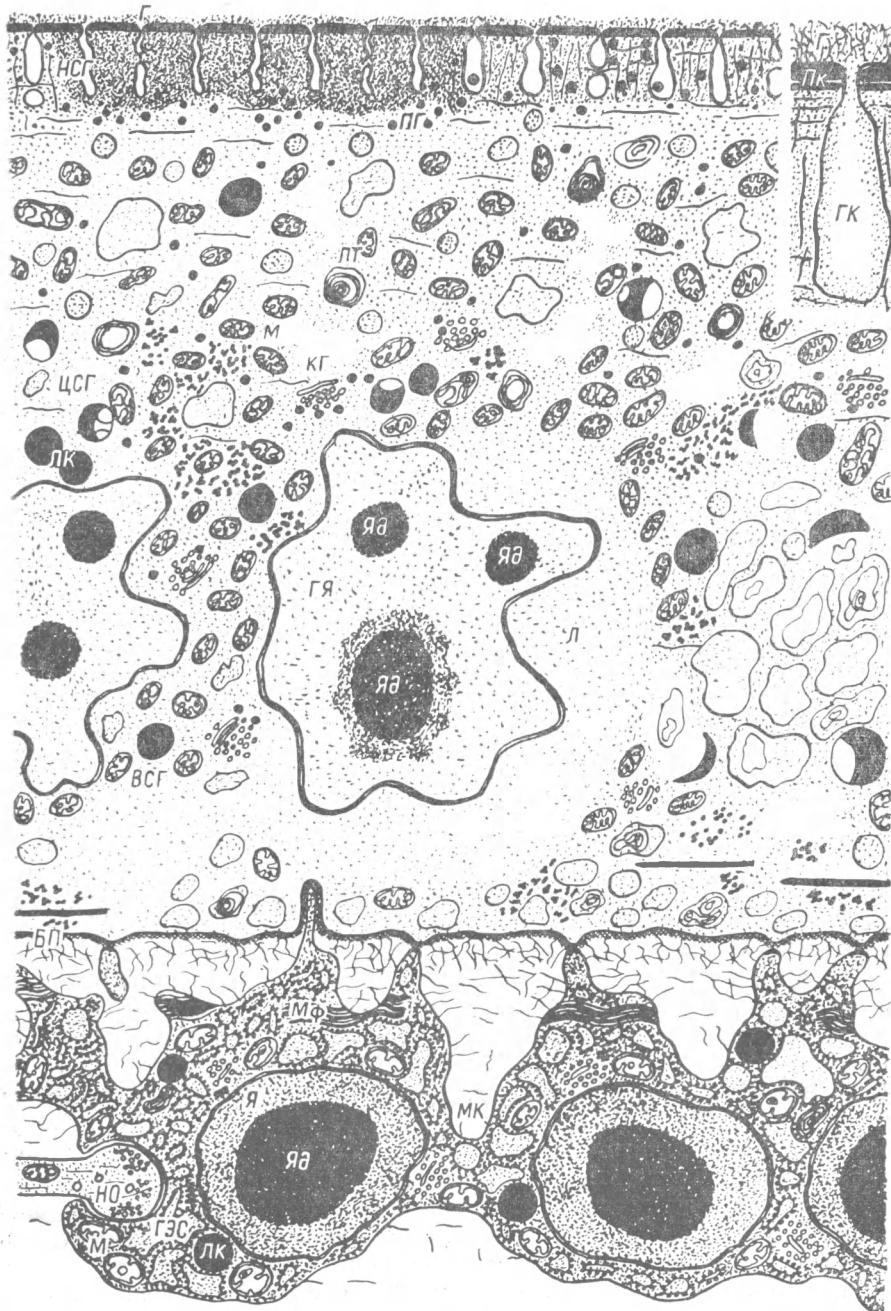


Рис. 5. Схема строения гиподермы и субповерхностной мускулатуры в средней части метасомы.

Отмеченные выше особенности характерны и для покровов инвагинированной части тела. Кроме того, гиподерма пресомы отличается от таковой метасомы более плотной цитоплазмой, очень короткими и немногочисленными гиподермальными каналами, отсутствием полостей, редкими липидными каплями и множеством везикул, диаметром до 0.5—0.6 мкм, содержащих ламеллярные

тельца, фрагменты мембран, плотные гранулы (рис. 3, 2, 5). В гиподерме будущей шейки наблюдаются обширные лакуны с многочисленными ядерными фрагментами; последние, как показали серийные срезы, являются отростками двух гигантских амебовидных гиподермальных ядер. В области шейки в слое субповерхностной мускулатуры выявляются две очень крупные мышечные клетки (рис. 4, 4). От описанных в средней части метасомы они отличаются веретеновидной формой, небольшим количеством отростков и размерами, достигающими в длину 40 мкм. Почти все тело клетки занято ядром со светлой кариоплазмой и центрально расположенным овальным ядрышком размерами  $7 \times 4$  мкм. Основная масса цитоплазмы сосредоточена на полюсах клетки. Плотность ее умеренная, по набору и морфологии органелл и включений не отличается от цитоплазмы мышечных клеток метасомы.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные данные свидетельствуют о том, что строение покровов поздней акантеллы *A. petrochenkoi* принципиально не отличается от описанного у взрослых акантоцефалов (Богоявленский, Иванова, 1978; Lee, 1966). У тех и других тело покрыто гиподермой, имеющей симпластическую организацию и опирающейся на базальную пластинку, под которой располагается субповерхностная мускулатура. В то же время выявлены существенные различия в ультраструктуре гиподермы исследованных личинок и взрослых скребней. Для последних характерны многочисленные волокна, расположение и ориентация которых вместе с особенностями организации лакунной системы позволяют выделить в гиподерме скребней три слоя: поперечно-полосатый, волючно-волокнистый и радиально-волокнистый. Правомерность такого разделения подтверждается и различными гистохимическими свойствами этих слоев (Богоявленский, Иванова, 1978). Гиподерма исследованных нами акантелл не содержит волокнистого материала, а в ее составе на большем протяжении тела удалось выявить только два слоя: наружный, аналогичный поперечно-полосатому взрослых скребней, и внутренний, соответствующий двум другим слоям. Лишь в средней части метасомы в гиподерме выявляется третий слой, аналогичный радиально-волокнистому взрослых акантоцефалов и содержащий единичные волокна.

Акантеллы *A. petrochenkoi* заключены в неклеточную трехслойную капсулу. Ее наиболее массивный центральный слой по морфологии сходен с формирующейся капсулой *Polymorphus minutus* и *Moniliformis dubius* на стадиях акантара и преакантеллы (Butterworth, 1969; Rotheram, Crompton, 1972). Меркер и Николас (Merker, Nicholas, 1967) описали процесс секреции материала капсулы гемоцитами хозяина, тем самым доказав предполагаемое ранее участие гемолимфы хозяина в инкапсуляции личинок скребней. По нашим данным, с капсулой акантеллы *A. petrochenkoi* контактировали лишь единичные гемоциты без каких-либо признаков секреции, что можно объяснить завершением ее формирования. Скопление мембранных материалов в толще капсулы, по-видимому, представляет собой остатки гемоцитов. Наши результаты не противоречат данным других авторов (Rotheram, Crompton, 1972), свидетельствующим об уменьшении количества гемоцитов, участвующих в инкапсулировании личинки, с ее возрастом и возможной их гибели в течение этого процесса.

Относительно происхождения внутреннего плотного слоя капсулы (ряд авторов называют этот слой цистой) до сих пор нет единого мнения. Этот слой не наблюдается в капсule акантеллы *M. dubius* на ранних (22 дня) стадиях их развития (Rotheram, Crompton, 1972), но всегда отмечался у цистакантов этого и других видов (например, у *P. minutus* — Crompton, 1964). Гистохимические исследования, проведенные Кромптоном, показали, что внутренний слой капсулы цистаканта *P. minutus* образуется незадолго до инвагинации пресомы. Автор полагает, что этот слой может формироваться самой личинкой. Наши данные подтверждают его и некоторых других исследователей предположение о способности гиподермы скребней к секреции. У акантеллы *A. petrochenkoi* довольно часто наблюдалось выделение содержимого каналов через поры на всей поверхности метасомы, сопровождаясь двухкратным расширением пор. Природа и источник образования выделяемого материала остаются неясными, однако можно пред-

положить его генетическое сходство с плотными гранулами, выявляемыми в каналах и окружающей их цитоплазме. Такие же гранулы обнаруживаются в комплексе Гольджи, глубже лежащих слоев гиподермы. Не исключено, что секрет оформляется в виде плотных гранул в комплексе Гольджи, транспортируется к наружному отделу гиподермы и выделяется за ее пределы через поры. Морфологическое сходство секрета с материалом внутреннего слоя капсулы позволяет считать возможным его участие в формировании последнего.

Как и взрослые скребни (Crompton, Lee, 1965; Nicholas, Mercer, 1965; Hammond, 1967; Wright, Lumsden, 1969; Beerman e. a., 1974), исследованные акантеллы покрыты снаружи цитоплазматической мембраной, под которой располагается псевдокутикулярная пластинка. Известно, что истинная кутикула имеет неклеточное строение, является продуктом секреции эпителиальных клеток и выполняет функцию наружного скелета (Заварзин, 1976). Очевидно, что ни одно из этих положений не является справедливым в случае с акантоцефалами. Таким образом, мы присоединяемся к мнению ряда авторов (Lumsden, 1975; Chappell, 1980), считающих, что термин «кутикула» для обозначения апикального отдела гиподермы скребней применяется необоснованно. Термин «интерсимпластное уплотнение», используемый некоторыми зарубежными авторами (Ремане и др., 1972, цит. по: Вельш, Шторх, 1976), также неточно отражает сложную, многослойную структуру поверхности отдела гиподермы.

Гиподерма скребней является динамичной, метаболически активной тканью. В ней осуществляется всасывание питательных веществ, синтез и транспорт различных соединений, запасание энергии (Богоявленский, Иванова, 1978). Об этом свидетельствует развитая система пор-канальцев, богатый набор органелл, многочисленные митохондрии, система лакун. У исследованных акантелл в гиподерме обнаружены многочисленные липидные капли, но нет никаких сведений о выделении их за пределы гиподермы, как это наблюдается, например, у цестод (Куперман, 1973) или их личинок (Краснощеков, Никишин, 1979). Обнаружение липидных капель в гиподерме исследованных личинок может являться косвенным подтверждением имеющегося в литературе предположения о всасывании покровами акантоцефалов липидов или продуктов их расщепления липазами хозяина (Brand, 1966).

Согласно данным Богоявленского и Ивановой (1978), у взрослых акантоцефалов сем. Polymorphidae имеются только вторичные ядерные фрагменты. Наши исследования подтверждают этот вывод для *A. petrochenkoi* и свидетельствуют о том, что фрагментация первичных гигантских ядер осуществляется на стадиях развития, предшествующих поздней акантелле. У *P. minutus* «деление» первоначальных 26—27 ядер наблюдалось на стадии средней акантеллы-II (Butterworth, 1969). По данным этого же автора, формирующиеся лакуны впервые становятся различимыми также на средней стадии акантеллы-II. В гиподерме исследованных нами личинок в лакунах наблюдались лишь немногие ядерные фрагменты, большинство их находилось в цитоплазме или было окружено лакунным пространством лишь частично. По-видимому, процессы фрагментации ядер и образования лакун взаимосвязаны, при этом первый процесс, очевидно, несколько опережает второй по времени.

Первичные гиподермальные ядра обнаружены нами лишь в гиподерме будущей шейки. Между тем у всех изученных взрослых скребней гиподермальные ядра в шейке отсутствуют (Богоявленский, Иванова, 1978). Батерворт (Butterworth, 1969) указывает, что у *P. minutus* на стадии поздней акантеллы два первоначальных ядра мигрируют из гиподермы шейки в лемниски, после чего гиподерма пресомы становится безъядерной. Таким образом, у *A. petrochenkoi* так же, как и у *P. minutus*, миграция ядер из гиподермы шейки происходит после инвагинации пресомы.

Особый интерес у исследованных личинок скребней представляет субповерхностная мускулатура. Многоядерность мышечных клеток позволяет предполагать, что они находятся в состоянии деления, причем скорость перешнуровки цитоплазматических тел несколько отстает от скорости деления ядер, что приводит к появлению многоядерных клеток. Исследования взрослых *A. petrochenkoi*, *P. olymrophus magnus* и *Filicollis anatis* (неопубликованные данные) показали, что у них клетки субповерхностной мускулатуры всегда одноядерные. Можно

предполагать, что многоядерность мышечных клеток скребней — явление временное и имеет место лишь в период развития личинок в промежуточном хозяине.

В клетках субповерхностной мускулатуры осуществляется синтез соединительнотканых фибрill, обнаруживаемых в межклеточных пространствах субгиподермальной области. Об этом свидетельствует связь фибрill с наружной мембранными миобластами и обнаружение в многочисленных цистернах ГЭС волокнистого содержимого. Не исключено, что полимеризация фибрill осуществляется на поверхности миобластов из структурных элементов, образованных в ГЭС. Таким образом, клетки субповерхностной мускулатуры исследованных акантел выполняют двоякую функцию: сократительную и синтеза соединительнотканых элементов. Аналогичное явление отмечено у мышечных клеток цисты личинок цестод — цистицеркоидов (Краснощеков, Никишин, 1979; Caley, 1974, 1976).

Приведенные данные свидетельствуют об отсутствии у поздних акантел *A. petrochenkoi* развитой системы волокон, характерных для гиподермы всех взрослых скребней. По-видимому, волокна образуются на завершающих стадиях формирования цистаканта, и, вероятно, имеют адаптивное значение для паразитирования в окончательном хозяине.

### Л и т е р а т у р а

Атрашкевич Г. И. Постэмбриональное развитие *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Schmidt, 1969) (Acanthocephala: Polymorphidae). — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., Наука, 1979, с. 73—80.

Богоявленский Ю. К., Иванова Г. В. Микроструктура тканей скребней (покровы и первая система). М., Наука, 1978. 217 с.

Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л., Наука, 1976. 411 с.

Краснощеков Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура стенки цисты метацестод *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidae). — Паразитология, 1979, т. 13, вып. 3, с. 250—256.

Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triadenophorus* — паразиты рыб (экспериментальная систематика, экология). Л., Наука, 1973. 208 с.

(Ремане, Шторх, Вельш, 1972) цит. по: Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М., Мир, 1976. 259 с.

Beermann J., Araujo H., Costerton J. The ultrastructure of the lemnisci and body wall of *Octospinifer macilentus* (Acanthocephala). — Can. J. Zool., 1974, vol. 52, N 5, p. 553—555.

Brand T. Biochemistry of parasites. N. Y., Acad. Press., 1966. 429 p.

Butterworth P. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex*. — Parasitology, 1969, vol. 59, N 2, p. 373—388.

Caley J. The functional significance of scolex retraction and subsequent cyst formation in the cysticercoid larva of *Hymenolepis microstoma*. — Parasitology, 1974, vol. 68, N 2, p. 207—227.

Caley J. Ultrastructural studies of the cysticercoid of *Moniezia expansa* (Anoplocephalidae) with special reference to the development of the cyst. — Z. Parasitenk., 1976, vol. 48, N 3—4, S. 251—262.

Chapple L. H. The biology of the external surfaces of helminth parasites. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh., 1980, vol. 79, N 1—3, p. 145—171.

Crompton D. W. T. The envelope surrounding *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) during its development in the intermediate host, *Gammarus pulex*. — Parasitology, 1964, vol. 54, N 5, p. 721—735.

Crompton D., Lee D. The fine structure of the body wall of *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala). — Parasitology, 1965, vol. 55, N 2, p. 357—364.

Hammond R. The fine structure of the trunk and praesoma wall of *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788), Lühe, 1911. — Parasitology, 1967, vol. 57, N 3, p. 475—486.

Lee D. L. The structure and composition of the helminth cuticle. — Adv. Parasitol., 1966, vol. 4, p. 187—254.

Lumsden D. R. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. — Exp. Parasitol., 1975, vol. 37, N 2, p. 267—339.

Mercer E. H., Nicholas W. L. The ultrastructure of capsule of the larval stages of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in the cockroach *Periplaneta americana*. — Parasitology, 1967, vol. 57, N 1, p. 169—174.

Nicholas W. L., Mercer E. H. The ultrastructure of the tegument of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). — Quart. J. Microsc., Sci., 1965, vol. 106, p. 137—146.

Rotherman S., Crompton D. Observations on the early relationship between *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) and the haemocytes of the intermediate host *Periplaneta americana*. — Parasitology, 1972, vol. 64, N 1, p. 15—21.

Wright R., Lumsden R. Ultrastructure of the tegumentary pore canal system of the acanthocephalan *Moniliformis dubius*. — J. Parasitol., 1969, vol. 55, p. 993—1003.  
Wright R., Lumsden R. The acanthor tegument of *Moniliformis dubius*. — J. Parasitol., 1970, vol. 56, p. 727—735.

Институт биологических  
проблем Севера ДВНЦ АН СССР,  
Магадан

Поступило 30 I 1984

ULTRASTRUCTURE OF EXODERMIS IN THE LATE ACANTHELLA  
ARHYTHMORHYNCHUS PETROCHENKOI (SCHMIDT, 1969)  
(ACANTHOCEPHALA: POLYMORPHIDAE)

V. P. Nikishin

S U M M A R Y

Ultrastructure of capsule, hypodermis and subsurface musculature of the late acanthella *Arhythmorrhynchus petrochenkoi* is described. The larval capsule is fully formed and near it single haemocytes of the host are found. Hypodermis does not contain fibrous material characteristic of adult proboscis worms. Secretion of the material from pore canals of the exterior hypodermal department is described. Cells of the subsurface musculature are polyphagous or associated with each other with cytoplasmatic processes. In addition to myofibrils fibres of connective tissue are formed in these cells that makes it possible to regard them as myofibroblasts. Differences in the structure of exodermis of presoma, anterior, middle and posterior metasomal departments were recorded.

Вклейка к ст. В. П. Никишина

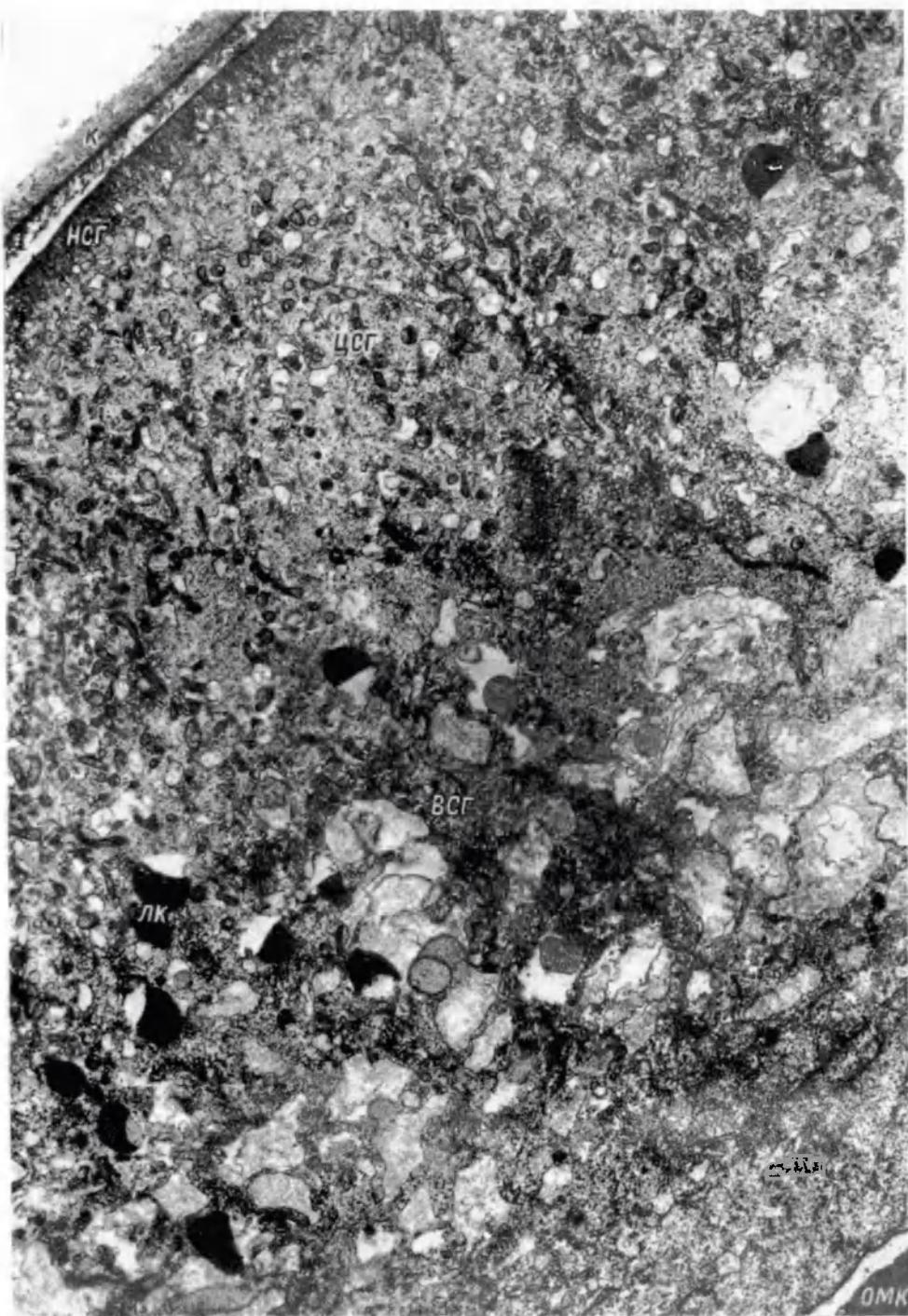


Рис. 1. Ультраструктура гиподермы средней части метасомы. Ув.: 7000.

БП — базальная пластинка; ВСГ — внутренний слой гиподермы; Г — гликокаликс; ГК — каналы наружного слоя гиподермы; ГЭС — гранулярная эндоплазматическая сеть; ГЯ — гиподермальные ядра; К — капсула; КГ — комплекс Гольджи; Л — лакуны; ЛК — липидные капли; ЛТ — ламеллярные тельца; М — митохондрии; МК — мезоциты; Мф — миофибрillы; НО — первое окончание; НСГ — наружный слой гиподермы; ОМК — отростки мышечных клеток; ПГ — плотные гранулы; Пк — псевдокутикула; ЦСГ — центральный слой гиподермы; Я — ядро; Яδ — ядрышко.

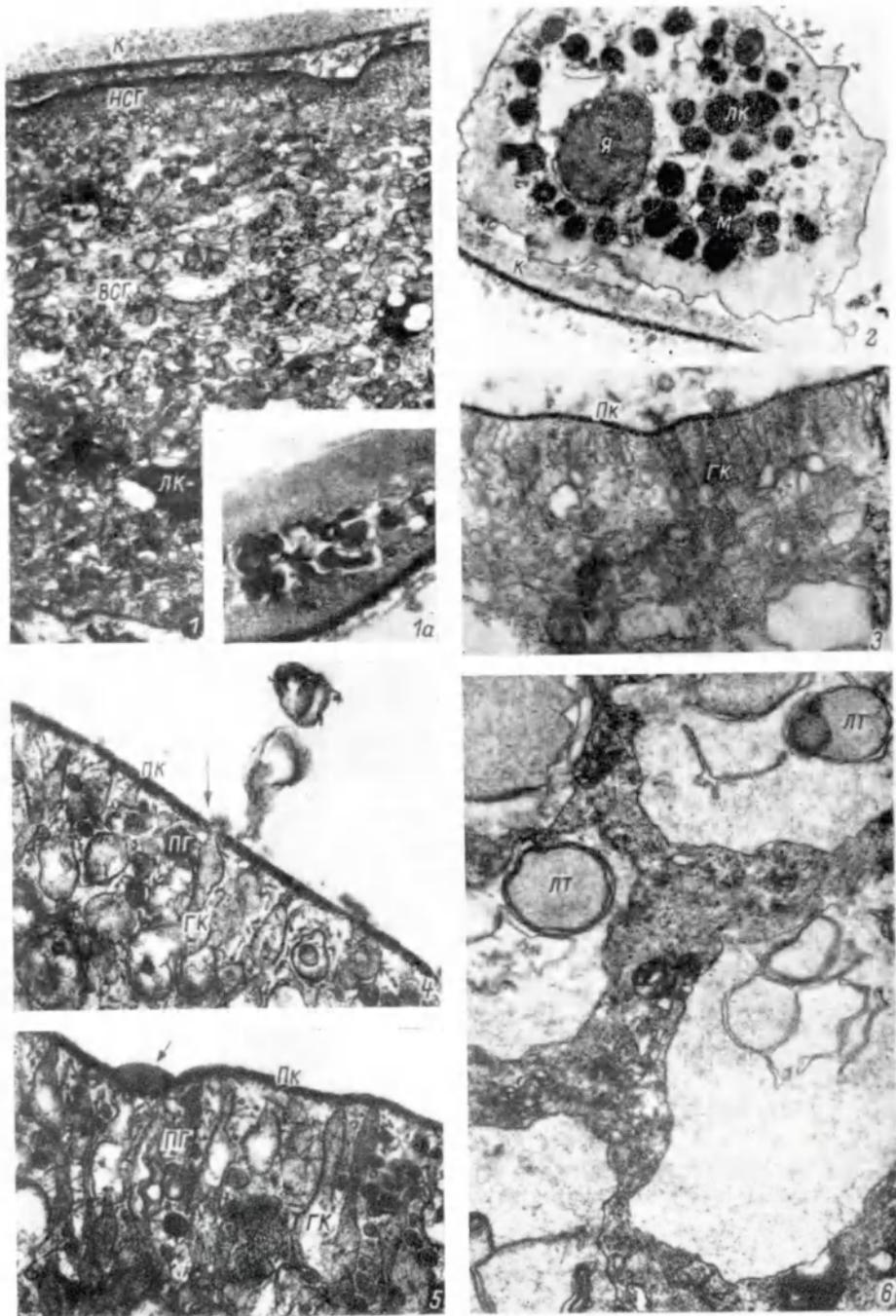


Рис. 2. Строение наружной капсулы и гиподермы метасомы.

1 — капсула и гиподерма передней части метасомы. Ув.: 7200; 1а — фрагмент капсулы с включением мембранистого материала в ее центральный слой. Ув.: 10 500; 2 — гемоцит, прилежащий к наружной поверхности капсулы. Ув.: 12 000; 3 — наружный участок гиподермы средней части метасомы. Ув.: 21 200; 4, 5 — наружные участки гиподермы средней части метасомы с расширенными порами, выделяющими полости капсулы мембранистый (4) и аморфный (5) материал (показано стрелками). Ув.: 4 — 41 900, 5 — 35 300; 6 — внутренний участок гиподермы средней части метасомы, содержащий крупные полости с ламеллярными тельцами. Ув.: 14 600.

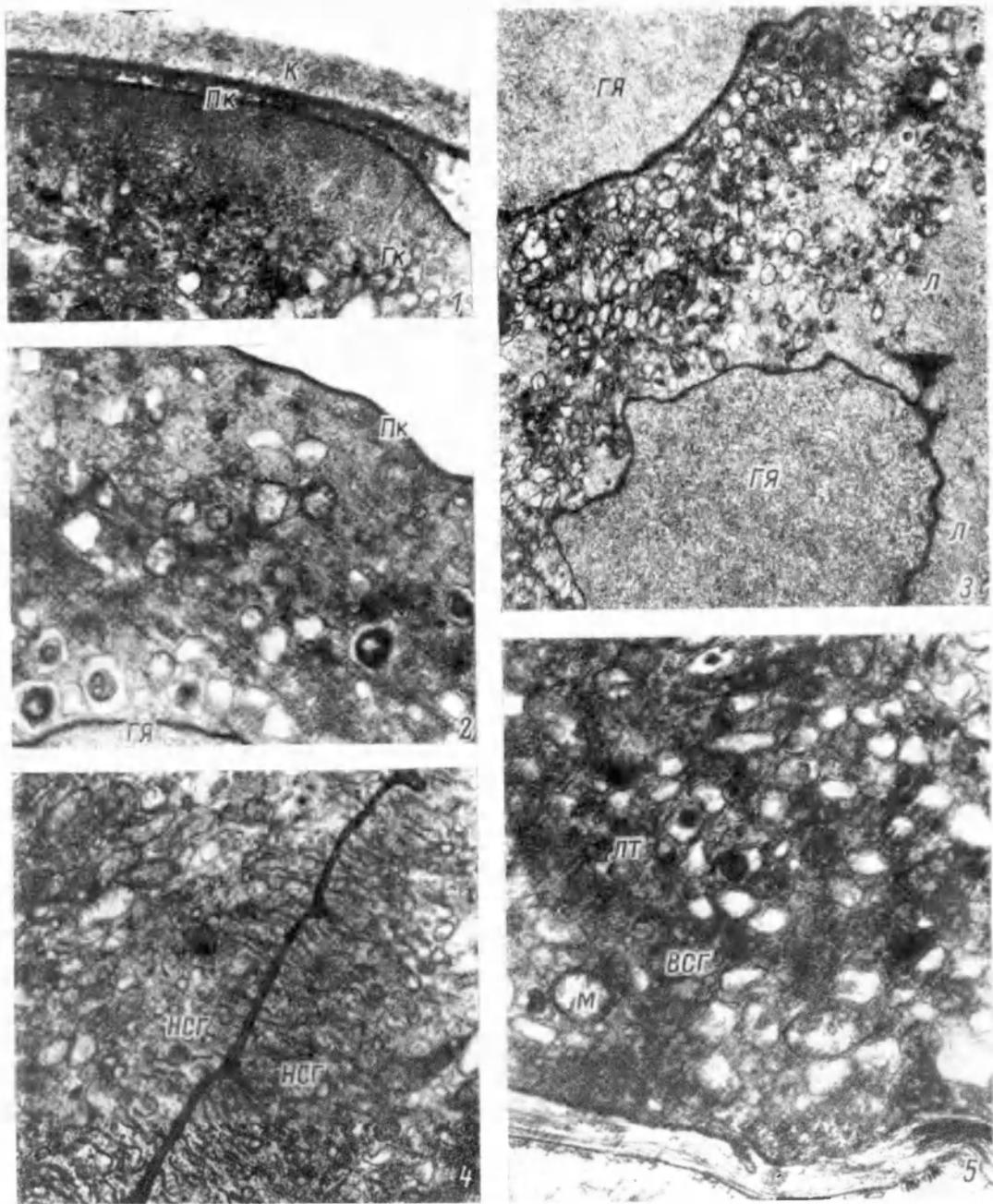


Рис. 3. Ультраструктура гиподермы различных участков тела.

1 — поверхностная цитоплазма гиподермы средней части метасомы, обедненная включениями. Ув.: 19 200.  
 2 — гиподерма будущей шейки с фрагментом гигантского ядра. Ув.: 21 200; 3 — фрагменты двух гиподермальных ядер, одно из которых частично окружено лакуной. Ув.: 12 000; 4 — гиподерма складки в передней части метасомы. Ув.: 15 700; 5 — внутренний участок гиподермы пресомы. Ув.: 18 000.

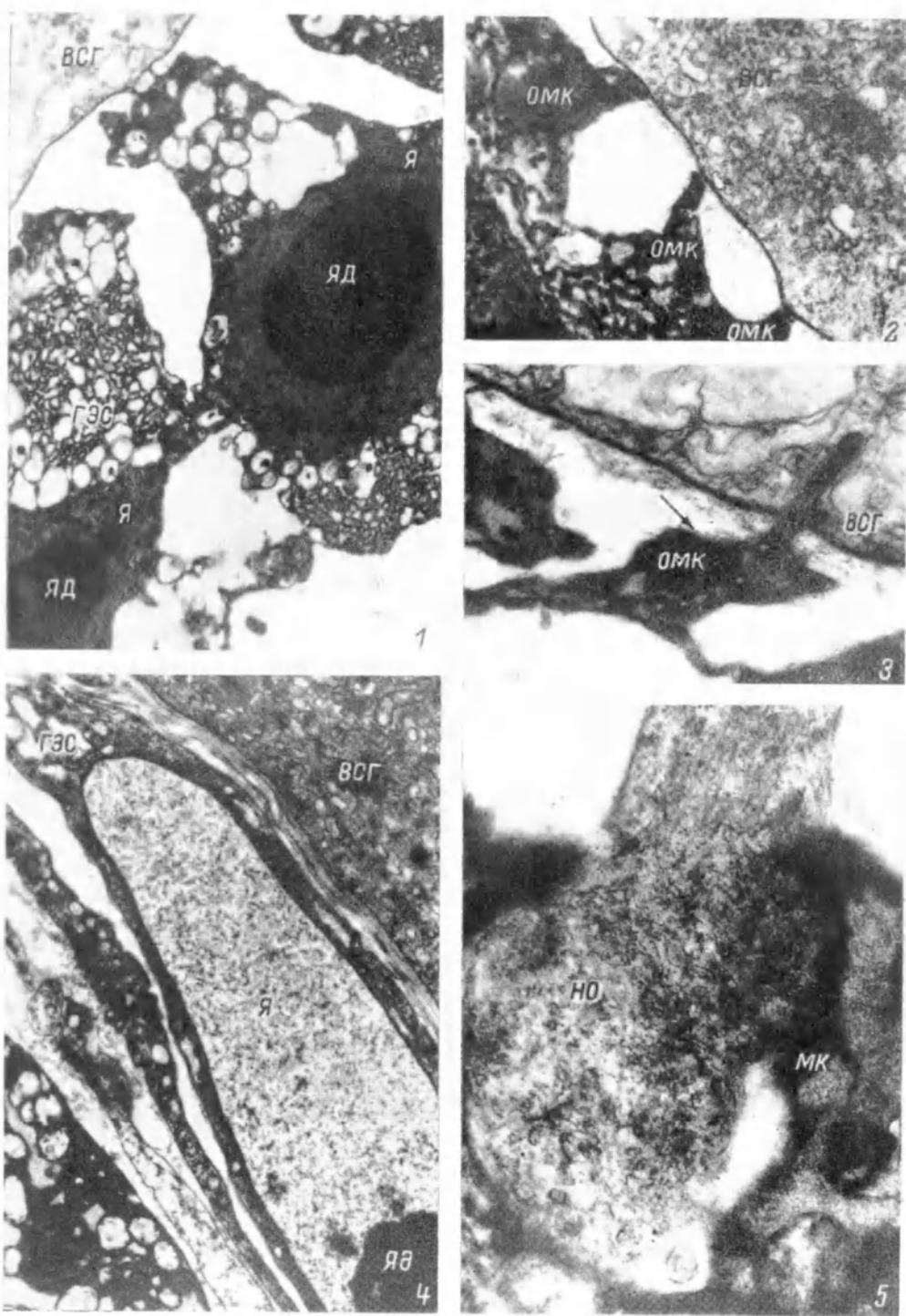


Рис. 4. Строение субповерхностной мускулатуры.

1 — многоядерный миофибробласт. Ув.: 6600; 2 — отростки миофибробласта, контактирующие с внутренней мембранный гиподермы. Ув.: 17 300; 3 — отросток миофибробласта, внедрившийся в инвагинат внутренней мембранный гиподермы. Стрелкой показаны соединительнотканые волокна, связанные с мембранный мышечной клетки. Ув.: 19 900; 4 — гигантская мышечная клетка шейки. Ув.: 6900; 5 — нервное окончание в теле миофибробласта. Ув.: 31 500.